

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОКРОВНЫХ ТКАНЕЙ ЦЕСТОДЫ *ACANTHOBOTHRUM DUJARDINI* (TETRAPHYLLIDEA)

Н. М. Бисерова, Б. И. Куперман

Институт биологии внутренних вод АН СССР, Борок

Выявлена дифференциация микротрихий, наружной цитоплазмы и клеток тегумента, а также прилегающей мускулатуры на разных участках тела тетрафиллидной цестоды *A. dujardini*. Выделено 2 типа микротрихий и 4 разновидности покровных тканей различных по строению и специализированных к выполнению трофической или фиксаторной функций. Установлено, что поверхность сколекса увеличена за счет трубчатых микротрихий в 4.7 раза, шейки — в 9.8, стробилы — в 47 раз.

Цестоды — одна из наиболее специализированных групп эндопаразитов, в морфологии которых проявляются многие черты глубокой адаптации к среде обитания. Наиболее характерный пример этого явления — покровные ткани, осуществляющие основные физиологические и биохимические процессы взаимодействия между цестодами и их хозяевами. К настоящему времени получено общее представление об архитектонике покровов цестод (Lee, 1972; Smyth, 1972; Lumsden, 1975; Краснощеков, 1979). Однако недостаточно выяснены структурные и функциональные особенности тегумента отдельных участков сколекса и стробилы цестод.

Большой интерес представляет изучение покровов представителей отряда Tetraphyllidea, одной из древних и исходных групп цестод, обитающей в кишечнике селяхий. Сведения о строении покровов тетрафиллидных цестод немногочисленны (Rees, 1965; Mc Vicar, 1972).

Задачей данной работы было изучение ультраструктуры покровных тканей на всем протяжении тела *Acanthobothrium dujardini*, выяснение локальной дифференцировки отдельных участков тегумента в связи с выполнением определенных функций, выявление роли различных типов микротрихий в абсорбции питательных веществ и процессе прикрепления тела червей в кишечнике хозяина. С этой целью была исследована топография и проведены морфометрические вычисления микротрихий на сколексе и стробиле гельминта.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был собран на базе Института биологии южных морей.¹ Взрослых *A. dujardini* извлекали из спирального клапана кишечника ската *Raja clavata*, обитающего в прибрежных водах Черного моря. Объекты для сканирующей и трансмиссионной микроскопии фиксировали в 2.5%-ном растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере pH 7.2—7.4, с последующей дофиксацией в 1%-ном растворе четырехоксида осмия на том же буфере, дегидратировали в спиртах повышающейся концентрации, абсолютном ацетоне, заливали в аралдит. Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме LKB-III, контрастировали уранилацетатом и свинцом по Рейнольдсу и просматривали на трансмиссионном микроскопе JEM-100 C. Для сканирующей микроскопии материал

¹ Авторы выражают глубокую признательность В. М. Николаевой и А. И. Солонченко за содействие в работе и сборе материала.

после дегидратации высушивали в сжиженном CO_2 в критической точке, напыляли золотом и просматривали под микроскопом JSM-35 С.

Морфометрические измерения проводили по методике Гребера и Шторха (Graeber, Storch, 1979), разработанной для вычисления увеличения поверхности члеников стробилы за счет микротрихий с хорошо развитой цилиндрической базальной частью. Статистическую обработку материала проводили по методике, предложенной для микротрихий трофического типа.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Топография и ультраструктура микротрихий. Прикрепительный аппарат *A. dujardini* содержит 4 присоски, 2 пары крючьев и 4 ботрии, на каждой из которых имеется по 3 присасывательных ямки (рис. 1, а, б, см. вкл.). Для выяснения топографии микротрихий была подробно изучена с помощью сканирующего микроскопа поверхность тела этого вида цестод. Выявлено два типа микротрихий: укрепленные конусовидные (УКМ) и неукрепленные трубчатые (НТМ), которые различаются по форме, размерам, ультратонкому строению (рис. 1). На поверхности тела они распределены неравномерно.

УКМ имеются на сколексе, шейке и полностью отсутствуют на стробиле. На сколексе они располагаются избирательно, в местах тесного прилегания к тканям хозяина и встречаются вокруг присосок, крючьев и на ботридиях, где чередуются с НТМ. На внутренней поверхности ботридиальных ямок обнаружены УКМ, плотность расположения которых уменьшается от первой к третьей ямке. В области теменной пластинки имеются только НТМ. На поверхности шейки УКМ располагаются кольцами, между которыми находятся участки с НТМ небольших размеров (0.85 мкм). Между УКМ на выростах цитоплазмы присутствуют НТМ в виде гроздьев (рис. 2; см. вкл.).

НТМ распределены по всей поверхности тела, кроме внутренней поверхности присосок и перегородок ботридиальных ямок сколекса. На этих участках имеются небольшие бугорки и складочки, а также рудиментарные микротрихии. На всем протяжении стробилы обнаружены только НТМ, которые располагаются очень плотно, образуя своеобразную щеточную кайму, сходную с таковой в кишечнике позвоночных животных.

Ультратонкое строение микротрихий изучено с помощью просвечивающей микроскопии. Снаружи они покрыты мембраной, являющейся продолжением наружной плазматической мембраны тегумента. Апикальный конец микротрихии состоит из электронноплотного вещества, в котором хорошо заметна продольная исчерченность (рис. 2). На поперечном срезе это вещество неоднородно и обнаруживает трубчатую или мелкоячеистую структуру и отделено от наружной мембраны светлым промежутком. Апикальная часть микротрихий отделяется от базальной многослойной пластинкой, которая состоит из двух электронноплотных слоев и светлого промежутка. Разделение апикальной и базальной частей заметно и под сканирующим микроскопом: апикальная часть несколько нависает над базальной, образуя небольшой рубец (рис. 1, е).

Базальная часть и УКМ значительно отличается от таковой НТМ. Под плазматической мембраной базальной части первых обнаружено скопление электронноплотного вещества в виде полукольца, расширенная часть которого расположена на стороне, противоположной наклону микротрихии (рис. 2). Наиболее мощное укрепление отмечено у микротрихий шейки, слой электронноплотного вещества у основания достигает 0.07 мкм. Наличие осмиофильного вещества в базальной части послужило основанием для разделения микротрихий на УКМ и НТМ. Внутри укрепленного полукольца находится цитоплазма тегумента, включающая везикулы, осмиофильные гранулы, микротрубочки, иногда митохондрии.

Форма УКМ сколекса варьирует: на внешней стороне ботридий они имеют сравнительно тонкий апикальный конец (рис. 1, а). Микротрихии внутренней поверхности ботридиальных ямок имеют вид более широкого тупого конуса. Базальная часть микротрихий этого типа, по-видимому, обладает подвижностью и может менять их наклон относительно поверхности тела, так как при со-

кращении сколекса микротрихии наклонены к заднему концу тела. В расслабленном состоянии они принимают вертикальное положение. Апикальный конец достаточно эластичен, не обламывается при сокращении сколекса и шейки, а слегка изгибается.

На поверхности шейки иногда встречаются УКМ меньшего размера (0.5 мкм), с незначительным скоплением электронноплотного вещества под плазматической мембраной базальной части и слабо развитой апикальной частью. Вероятно, это вновь образованные, растущие микротрихии. Средний размер УКМ сколекса 3.4 мкм, шейки — 3.7 мкм.

НТМ резко отличаются по строению и размерам от вышеописанных. Их базальная часть представляет собой цилиндр, заполненный гомогенной цитоплазмой без органоидов и не имеющий продолжение в тегументе. Под наружной плазматической мембраной покрывающей микротрихии, отсутствует скопление осmioфильного вещества. Апикальная часть в виде узкого конуса, состоящего из электронноплотного вещества, отделяется от базальной многослойной пластинкой (рис. 2). Высота базальной части НТМ сколекса — 0.27, шейки — 0.43, стробилы — 1.74 мкм, апикальной части — около 0.3 мкм. Следовательно, на сколексе НТМ развиты крайне слабо — 0.5 мкм, а на стробиле максимально выражены — 2.3 мкм.

М о р ф о м е т р и я. Микротрихии — специализированные образования цестод, выполняющие разнообразные функции, наиболее важные из них — участие в абсорбции питательных веществ и увеличение поверхности тела гельминта. Были сделаны попытки численно выразить это увеличение с помощью морфометрических методов у нескольких видов плоских червей (Graeber, Storch, 1979). В отличие от указанных авторов, учитывающих лишь микротрихии зрелой части стробилы, нами определены и статистически обработаны данные по увеличению поверхности тела за счет НТМ на функционально различных участках тела *A. dujardini*: сколекс — прикрепительный аппарат, шейка — зона роста и дифференцировки тканей, стробила — репродуцирующая часть. На стробиле, где происходят интенсивные процессы органогенеза, требующие значительного количества питательных веществ, присутствуют только НТМ, тогда как УКМ полностью отсутствуют. Кроме того, роль последних в абсорбции питательных веществ дискуссионна, поэтому эти микротрихии нами не учитывались. Данные по морфометрической обработке и увеличению поверхности тела за счет НТМ приведены в табл. 1 и 2.

Т а б л и ц а 1
Статистические характеристики НТМ *A. dujardini*

Параметры	Сколекс	Шейка	Стробила
Среднее количество микротрихий на 1 мкм ²	41.8±8.0	44.3±4.4	75.2±5.8
Средняя длина базальной части микротрихий	0.27±0.02	0.43±0.03	1.74±0.05
Средняя длина апикальной части микротрихий	0.27±0.02	0.26±0.04	0.33±0.03
Средний диаметр базальной части микротрихий	0.08±0.005	0.12±0.008	0.104±0.002

Из таблиц следует, что число микротрихий на единицу площади стробилы увеличивается в 1.8 раз по отношению к сколексу. Значительно возрастает и длина базальной части микротрихий, которая на стробиле в 6.4 раза больше, чем на сколексе и в 4 раза больше, чем на шейке. Высота апикального конуса и диаметр НТМ мало варьирует на протяжении всего тела. Анализ таблиц показывает, что более значительное увеличение поверхности тела стробилы обусловлено большим количеством микротрихий на единицу площади и резко возросшей длиной базальной части микротрихий. Основная доля увеличения поверхности происходит за счет базальной части микротрихий и составляет

Т а б л и ц а 2
Увеличение поверхности тела *A. dujardini* за счет НТМ

Параметры	Сколекс	Шейка	Стробила
Увеличение поверхности за счет базальной части	3.66	7.68	43.11
Увеличение поверхности за счет апикальной части	1.09	2.17	4.05
Увеличение поверхности тела за счет микротрихий на 1 мкм ²	4.75±0.85	9.85±1.2	47.16±3.9
Ошибка репрезентативности	18%	12.2%	8.2%

П р и м е ч а н и е. Среднее число измерений равно 10—20 экз. При вычислении количества микротрихий на 1 мкм² считали, что толщина ультратонких срезов, с которых получали электронно-микроскопические снимки, равнялась в среднем 800 Å.

от суммарного 77% для сколекса, 78% для шейки и 91% для стробилы, что может служить подтверждением важной роли этой части в абсорбции. Поверхность стробилы увеличена за счет этих микротрихий: почти в 10 раз на сколексе, и почти в 5 раз на шейке. Таким образом, увеличение поверхности может служить показателем интенсивности абсорбционно-пищеварительных процессов на разных участках тела цестод.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОКРОВОВ

В результате исследования ультраструктуры исследованных тканей *A. dujardini* выявлены определенные различия в соотношении их структурных компонентов в разных участках тела червей. Различия касаются состава и насыщенности органоидами слоя наружного симпласта тегумента, строения базальной пластинки, прилежащей мускулатуры и тегументальных клеток. На основании этих признаков выделено 4 специализированных участка тегумента, выполняющих различные функции: 1 — присоски и ботридиальные ямки сколекса, 2 — область теменной пластинки и внешней поверхности ботридий, 3 — шейка, 4 — стробила (рис. 3, 4).

С к о л е к с. В области ботридиальных ямок и присосок высота наружного слоя цитоплазмы достигает 0.12—0.25 мкм. Симпласт предельно беден органоидами. Подстилающая его базальная пластинка хорошо развита, основное вещество содержит большое количество фибриллярных элементов и служит опорой для мышечных волокон. В местах контакта миофибрилл с базальной пластинкой имеются округлые электронноплотные утолщения, имеющие на поперечном срезе слоистую структуру. Ботридиальные ямки и присоски снабжены хорошо развитой мускулатурой, отделяющейся от паренхимы сколекса соединительнотканной оболочкой (рис. 2, 3). Миофибриллы проходят в двух перпендикулярных плоскостях: кольцевые прикрепляются с разных краев ямки, радиальные — под базальной пластинкой тегумента и со стороны внутренних органов сколекса (рис. 2, б). По периферии мышечного пучка, ограниченного сарколеммой, располагается саркоплазматический ретикулум, митохондрии, гликоген, большие полости с липидными гранулами. Ядра мышечных клеток находятся среди миофибрилл, перикарионы богаты гликогеном.

Гипертрофированное развитие мускулатуры присосок и ботридиальных ямок отразилось на форме клеток тегумента. Они имеют сильно изрезанную цитоплазму, отростки которой разбросаны среди миофибрилл, содержат комплекс Гольджи и везикулы, гранулярная эндоплазматическая сеть развита слабо. Связь клеток с наружным симпластом не обнаружена. Таким образом, строение пограничных тканей области присосок и ботридиальных ямок говорит о преобладании функции мускулатуры, необходимой для присасывания к стенке кишечника.

На остальных участках покровов сколекса, в области теменной пластинки и на внешней стороне ботридий обнаружен совершенно иной характер организации всего комплекса покровных тканей. Наблюдается увеличение высоты

слоя наружной цитоплазмы тегумента до 0.5 мкм, большее разнообразие органоидов, особенно в нижней части сколекса. Для этого слоя характерны везикулы с прозрачным и гомогенноплотным содержимым ($d = 0.08$ мкм), осмиофильные липидные скопления, митохондрии со светлым матриксом и продольно, реже радиально, расположенными кристами. Их размеры находятся в прямой зависимости от высоты цитоплазмы тегумента. Базальная плазматическая мем-

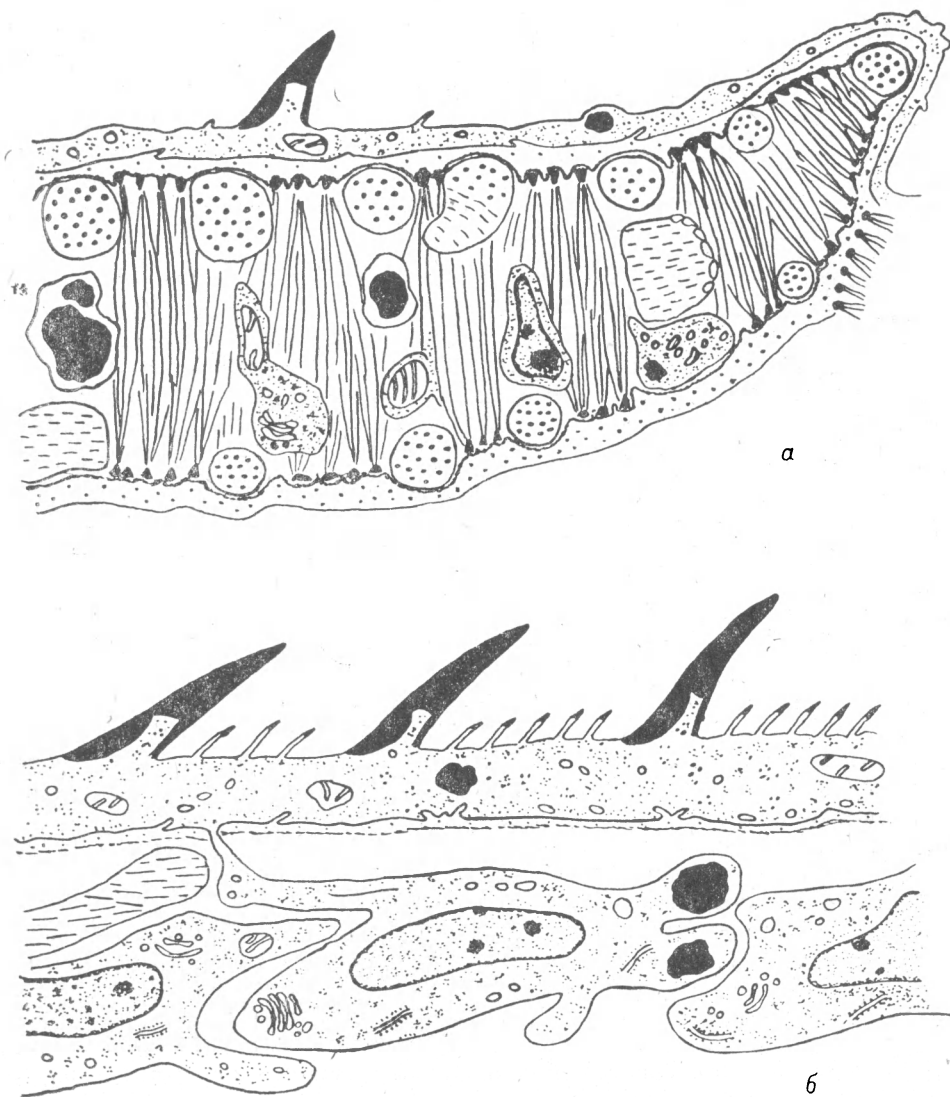


Рис. 3. Схема строения покровных тканей на разных участках сколекса *A. dujardini*.

a — область ботридиальной ямки: сильно развитая мускулатура, окруженная соединительнотканной оболочкой; *б* — покровы наружной стороны ботридии, выполняющие фиксаторные и трофические функции.

брана часто образует глубокие инвагинации, основное вещество базальной пластинки рыхлое (рис. 2, 3). Мускулатура представлена отдельными пучками, проходящими вдоль симпласта на большом расстоянии друг от друга. Клетки расположены в непосредственной близости от базальной пластинки, их цитоплазма выглядит более компактно по сравнению с клетками тегумента ботридиальных ямок, несмотря на то, что плазматическая мембрана часто образует глубокие инвагинации, развита гранулярная эндоплазматическая сеть. Клетки связаны с наружным слоем цитоплазмы единичными тонкими отростками. Характер строения данных участков сколекса указывает на возможность выполнения ими как прикрепительной, так и трофической функций.

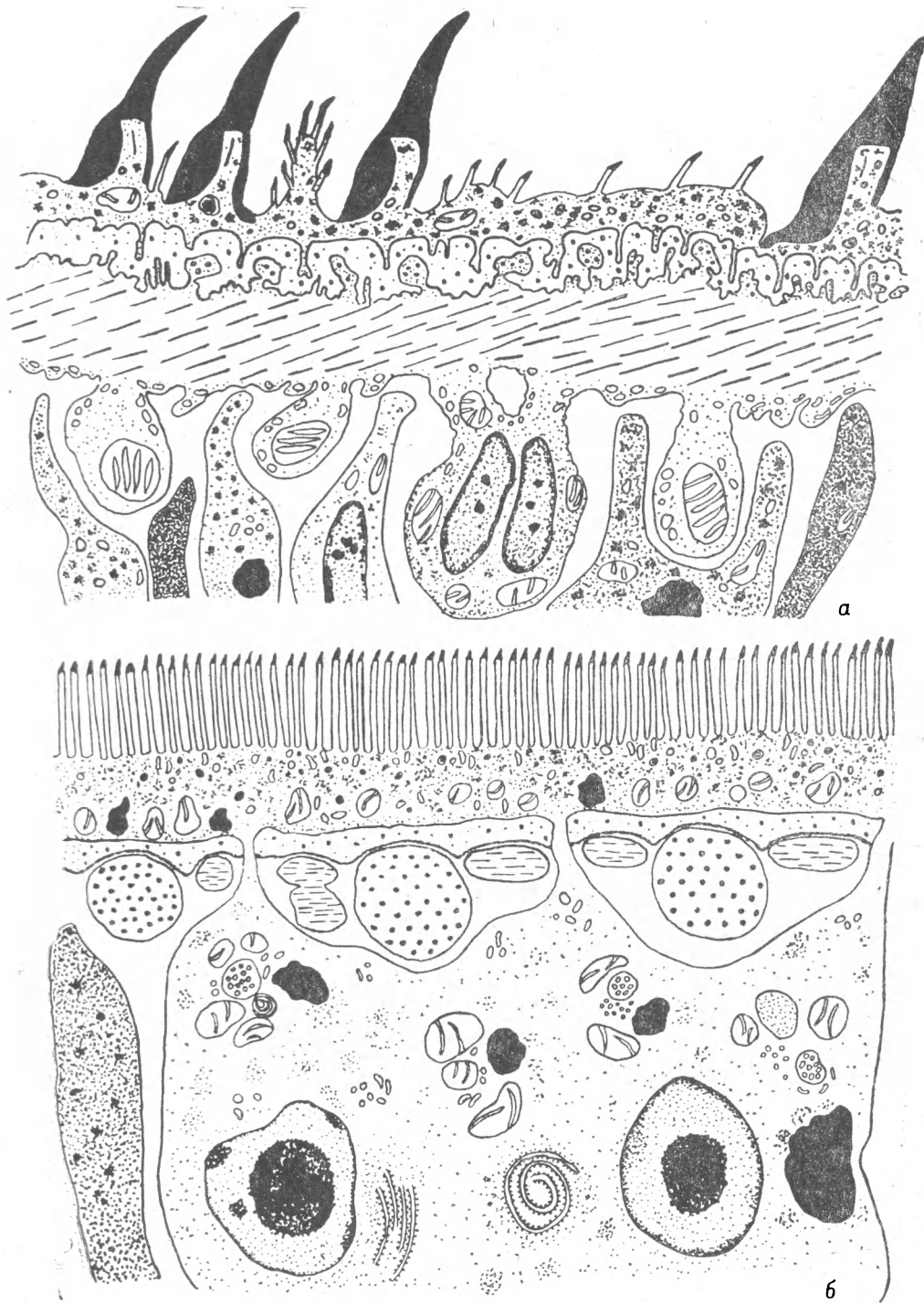


Рис. 4. Схема строения покровных тканей в области шейки и половозрелой части стробилы *A. dujardini*.

a — строение покровов в области шейки, выполняющих фиксаторные и трофические функции; *б* — покровы в области половозрелой части стробилы, выполняющие пищеварительно-абсорбционные функции.

Шейка. Комплекс покровных тканей шейки во многом отличается от таковых сколекса. Высота наружного симпласта колеблется от 1 до 2 мкм, в нем содержится значительно больше органоидов, чем в сколексе, более крупные митохондрии, большое число везикул ($d = 0.1$ мкм). Кроме прозрачных и плотных, характерных для сколекса, встречаются везикулы с гранулярным электронноплотным содержимым, вакуоли разных размеров и липидные скопления. Наружный слой цитоплазмы тегумента ограничен очень характерной для шейки зигзагообразной базальной пластинкой, с хорошо развитым фиброзным слоем. Мускулатура шейки в отличие от ботридиальных ямок образует сплошной тяж под базальной пластинкой, внедряясь в ее основное вещество многочисленными отростками саркоплазматической сети. Пучки миофибрилл проходят вдоль шейки в одном направлении. Ядра мышечных клеток находятся среди слабо дифференцированных тегументальных клеток и располагаются под прямым углом к миофибриллам. Крупные митохондрии с длинными кристами находятся в специальных выпячиваниях саркоплазмы по периферии пучка. Тегументальные клетки слабо дифференцированы, имеют овальную вытянутую форму и крупные ядра (рис. 4, а). Ядерно-плазменное отношение составляет 1 : 1. Цитоплазма этих клеток очень богата гликогеном.

Стробила. Наружный слой цитоплазмы имеет высоту 2 мкм и содержит круглые митохондрии с темным матриксом и тонкими кристами разной длины, большое число липидных гранул, располагающихся над базальной мембраной. Цитоплазма заполнена большим количеством везикул разной формы и плотности. Базальная пластинка плотная, часто прерывается цитоплазматическими мостиками. Волокна кольцевой и продольной мускулатуры проходят между отростками тегументальных клеток (рис. 2, ж; 4, б). В отличие от амёбовидной формы клеток сколекса, клетки тегумента стробилы имеют очень большие размеры, содержат 2—3 овальных ядра с крупными ядрышками.

Органоиды цитоплазмы представлены комплексами, состоящими из нескольких митохондрий, окружающих группу везикул, липидного скопления и мультивезикулярного тельца. Наряду с комплексами в цитоплазме встречаются липидные гранулы неправильной формы, достигающие часто очень больших размеров. Митохондрии цитоплазмы клеток по плотности матрикса и расположению крист сходны с таковыми симпласта, но значительно крупнее. Значительно развита гранулярная эндоплазматическая сеть, каналы которой закручены в виде спирали. Комплекс Гольджи имеет две диктиосомы, располагающиеся по обе стороны ядра, в цитоплазме много свободных рибосом и гликогена. Каждая клетка образует 2—3 отростка, подходящих вплотную к базальной пластинке и сливающихся с наружным симпластом (рис. 4, б). Отростки содержат везикулы, рибосомы и гликоген. Характерно, что в месте слияния с наружным слоем цитоплазмы органоиды отсутствуют. Кроме описанных, обнаружены тегументальные клетки с электронноплотной цитоплазмой, заполненной гликогеном и рибосомами. По-видимому, это слабо дифференцированные камбиальные клетки, принимающие участие в формировании покровов при интенсивном росте стробилы.

Наружная цитоплазма и клетки тегумента стробилы имеют сильно развитую гранулярную эндоплазматическую сеть, значительную насыщенность органоидами и большое число связей клеток отростками с симпластом, что не наблюдается на сколексе шейки. Эти признаки характеризуют большую активность комплекса покровных клеток стробилы, связанную с выполнением трофической функции.

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате исследования ультраструктуры тетрафиллидной цестоды *A. dujardini* выявлена четкая дифференциация тегумента и связанных с ним структур на различных участках сколекса и стробилы. На протяжении тела выделены два типа микротрихий и четыре участка покровных тканей, отличающихся по своей организации и функции.

Определенный полиморфизм микротрихий на поверхности тела несомненно связан с многообразием их функций. УКМ, расположенные на сколексе и шейке,

имеют мощное укрепление базальной части, сильно развитую апикальную часть и большие размеры, что дает основание отнести их к механическим образованиям фиксаторного типа. В пользу этого свидетельствует также избирательное расположение этих микротрихий на тех участках сколекса, которые наиболее тесно прилегают к тканям кишечника хозяина. Наличие в базальной части микротрихий этого типа, значительного скопления осмиофильного вещества на стороне, противоположной их наклону, указывает на то, что они могут выполнять роль рычага, противодействующего обратному движению паразита. Следовательно, УКМ могут дополнительно способствовать прикреплению гельминта к кишечнику хозяина наряду со сложным прикрепительным аппаратом тетрафиллидных цестод, снабженных присосками, ботридиями, крючьями.

Вывод об участии микротрихий с широкой апикальной частью в прикреплении согласуется с данными других авторов для тетрафиллидных (Mc Vicar, 1972) и циклофиллидных цестод (Threadgold, 1962; Rothman, 1963; Mettrick, Podesta, 1972). Существует предположение и о других функциях крупных микротрихий, связанных с защитой и передвижением цестод в кишечнике (Тимофеев, Куперман, 1968; Berger, Mettrick, 1971). Важно отметить, что у исследованных видов протеоцефалидных цестод, эволюционно связанных с тетрафиллидными, наблюдается также полиморфизм микротрихий сколекса и сходные черты в их структуре с последними (Куперман, 1980; Thompson e. a., 1980).

НТМ на стробиле плотно прилегают друг к другу, образуя щеточную каемку, аналогичную таковой в кишечном эпителии. Базальная часть этих микротрихий в области стробилы развита максимально и сходна с микроворсинками энтероцитов кишечника. Кроме того, цестоды обладают на поверхности тела набором пищеварительных ферментов, типичных для щеточной каймы кишечника, и способны осуществлять мембранное пищеварение (Taylor, Thomas, 1968; Аркинд, Раева, 1974). Участие микротрихий трубчатого типа в трофических процессах признается большинством авторов. В связи с этим весьма важно определить единые морфометрические подходы, на основании которых можно получить объективную статистическую характеристику размеров микротрихий и увеличение за счет их поверхности тела, что позволило бы сравнить эти параметры как в пределах стробилы одного вида, так и разных групп цестод. Анализ проведенных нами расчетов показывает, что трубчатые микротрихии увеличивают поверхность стробилы *A. dujardini* в 50 раз, причем за счет базальной части их — в 42.4 раза, что составляет 84.8% общей поверхности микротрихий на 1 мкм². На шейке и сколексе эти показатели в несколько раз меньше. Аналогичные данные получены ранее для вида *Eubothrium crassum*, у которого поверхность стробилы увеличена микротрихиями в 47 раз (Graeber, Storch, 1979).

Из четырех выделенных нами участков покровных тканей два являются наиболее специализированными: покровы в области присосок и ботридиальных ямок с четко выраженной функцией прикрепления и покровы стробилы с основным преобладанием трофической функции.

На участие покровов в прикреплении этих участков указывает морфология наружной цитоплазмы тегумента, базальной пластинки и особенно гипертрофированное развитие мускулатуры, которая отделяется соединительнотканной оболочкой от тканей сколекса.

Трофическую функцию покровов отражает прежде всего максимальное развитие НТМ и, как следствие этого, большое увеличение поверхности стробилы, а также строение тегументальных клеток, связанных с наружной цитоплазмой тегумента большим числом отростков. Два других участка покровных тканей, выделенных нами на сколексе и шейке, выполняют, видимо, как прикрепительную, так и трофические функции.

Таким образом, изучение ультраструктуры покровов *A. dujardini* показало четкую морфологическую и функциональную дифференциацию на разных участках тела, установлена определенная специализация покровов к выполнению двух функций: прикрепительной на сколексе и шейке и пищеварительно-абсорбционной на стробиле.

Л и т е р а т у р а

- Аркинд М. В., Раева И. И. Мембранное (пристеночное) пищеварение у цестод. — ЖЭБиФ, 1971, т. 7, № 4, с. 375—379.
- Краснощекоев Г. П. Морфология покровных тканей плоских червей. — В кн.: Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М., 1979, с. 93—115.
- Куперман Б. И. Ультраструктура покровов цестод и ее значение для систематики. — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1980, т. 29, с. 84—95.
- Тимофеев В. А., Куперман Б. И. Ультратонкое строение кутикулы и субкутикулярного слоя процеркоида, плероцеркоида и взрослых особей *Triaenophorus nodulosus*. — Паразитология, 1968, т. 2, вып. 1, с. 42—49.
- Berger J., Mettrick D. F. Microtrichial polymorphism among hymenolepid tapeworms as seen by scanning electron microscopy. — Trans. Amer. Microsc. Soc., 1971, vol. 90, N 4, p. 393—403.
- Graeber K., Storch V. Elektronenmikroskopische und morphometrische Untersuchungen am Integument von Cestoda und Trematoda (Plathelminthes). — Zool. Anz., 1979, Bd 202, 5/6, S. 331—347.
- Lee D. L. The structure of the helminth cuticle. — Advances in Parasitology, London, 1972, vol. 10, p. 347—379.
- Lumsden R. D. Surface ultrastructure and cytochemistry of parasitic helminths. — Exp. Parasitol., 1975, vol. 37, N 2, p. 267—339.
- McVicar A. H. The ultrastructure of the parasite-host interface of three tetraphyllidean tapeworms of the elasmobranch *Raja naerus*. — Parasitology, 1972, vol. 65, N 1, p. 77—78.
- Mettrick D. F., Podesta R. B. Ecological and physiological aspects of helminth-host interactions in the mammalian gastrointestinal canal. — Advances Parasitol., 1972, vol. 12, p. 183—278.
- Rees, By. G., Williams H. H. The functional morphology of the scolex and the genitalia of *Acanthobothrium coronatum* (Rud.) (Cestoda: Tetraphyllidea). — Parasitology, 1965, vol. 55, p. 617—651.
- Rothman A. H. Electron microscopic studies of tapeworms: the surface of *Hymenolepis diminuta* (Rudolphi, 1819) Blanchard. 1819. — Trans. Am. Microsc. Soc. 1963, vol. 82, p. 22—30.
- Smyth J. D. Changes in the digestive-absorptive surface of Cestodes during larval adult differentiation. — Symp. Brit. Soc. Parasitol., 1972, vol. 10, p. 41—70.
- Taylor E. W., Thomas J. N. Membrane (contact) digestion in the three species of tapeworm *Hymenolepis diminuta*, *Hymenolepis microstoma* and *Moniezia expansa*. — Parasitology, 1968, vol. 58, N 3, p. 535—546.
- Thompson R. C. A., Hayton A. R., Juessue L. P. An ultrastructural study of the microtriches of adult *Proteocephalus tidswelli* (Cestoda: Proteocephalidea). — Z. Parasitenkunde, 1980, vol. 64, p. 95—111.
- Thredgold L. T. An electron microscope study of the tegument and associated structures of *Dipylidium caninum*. — Quart. J. Microscop. sci., 1962, vol. 103, p. 135—140.

MORPHOLOGICAL AND FUNCTIONAL DIFFERENTIATION OF INTEGUMENT IN THE CESTODE ACANTHOBOTHRUM DUJARDINI (TETRAPHYLLIDEA)

N. M. Biserova, B. I. Kuperman

S U M M A R Y

The ultrastructure of integument of the body of *Acanthobothrium dujardini* was studied. A distinct differentiation of tegument and structures associated with it on various parts of scolex and strobile has been found. Two types of microtrichia and four different types of integument which differ in their structure and functions were observed. Large conoid microtrichia of a fixative type with strong basal part and well developed apical one are situated on scolex and neck adjoining to host's intestine tissues and in addition to complex adhesive organs assist the helminth adhesion. Tubular microtrichia on the strobile have well developed basal part which is similar to microvilli of intestinal epithelium. They form brush margin and participate in trophic processes. Calculations have shown that tubular microtrichia increase the strobile surface 47 fold. It has been established that structural specialization of the whole complex of integument performs two main functions: adhesive and trophic.

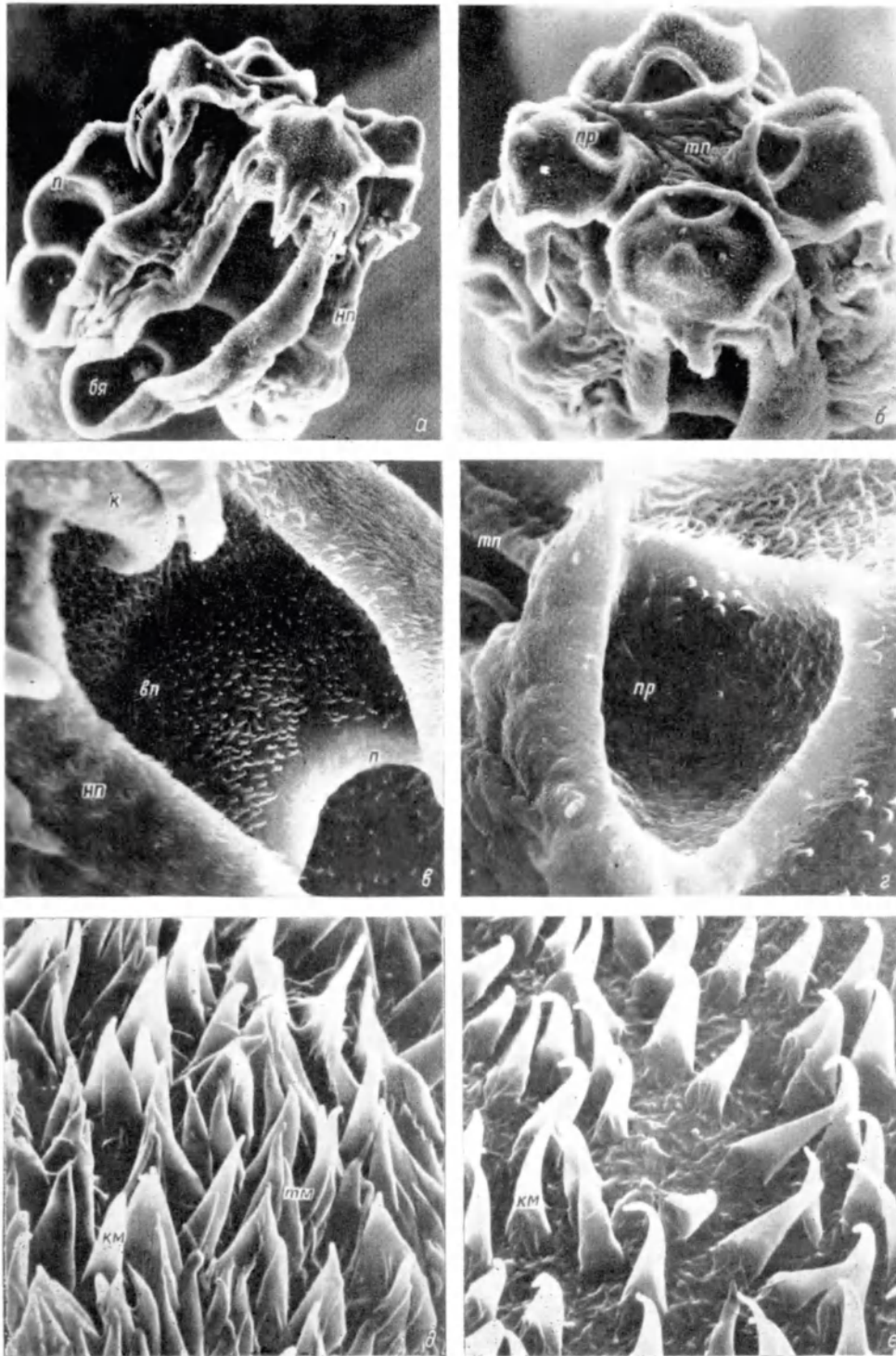


Рис. 1. Морфология поверхности сколекса *A. dujardini* сканирующий электронный микроскоп JSM-35C.

a — общий вид сколекса (442*); *б* — теменная область, вид сверху (612*); *в* — первая присасывательная ямка ботридия (1870*); *г* — внутренняя поверхность присоски (3060*); *д-е* — конусовидные и трубчатые микротрихии наружной (*д*) и внутренней (*е*) поверхности ботридиальной ямки (17 000*, 14 620*).

*а*ч — апикальная часть микротрихий, *б*п — базальная пластинка, *б*ч — базальная часть микротрихий, *в* — везикулы, *в*п — внутренняя поверхность ботридиальных ямок, *к* — крючья, *к*м — конусовидные микротрихии, *ко* — комплекс органоидов, *л*г — липидные гранулы, *м* — мышечные пучки, *мет* — мульти-

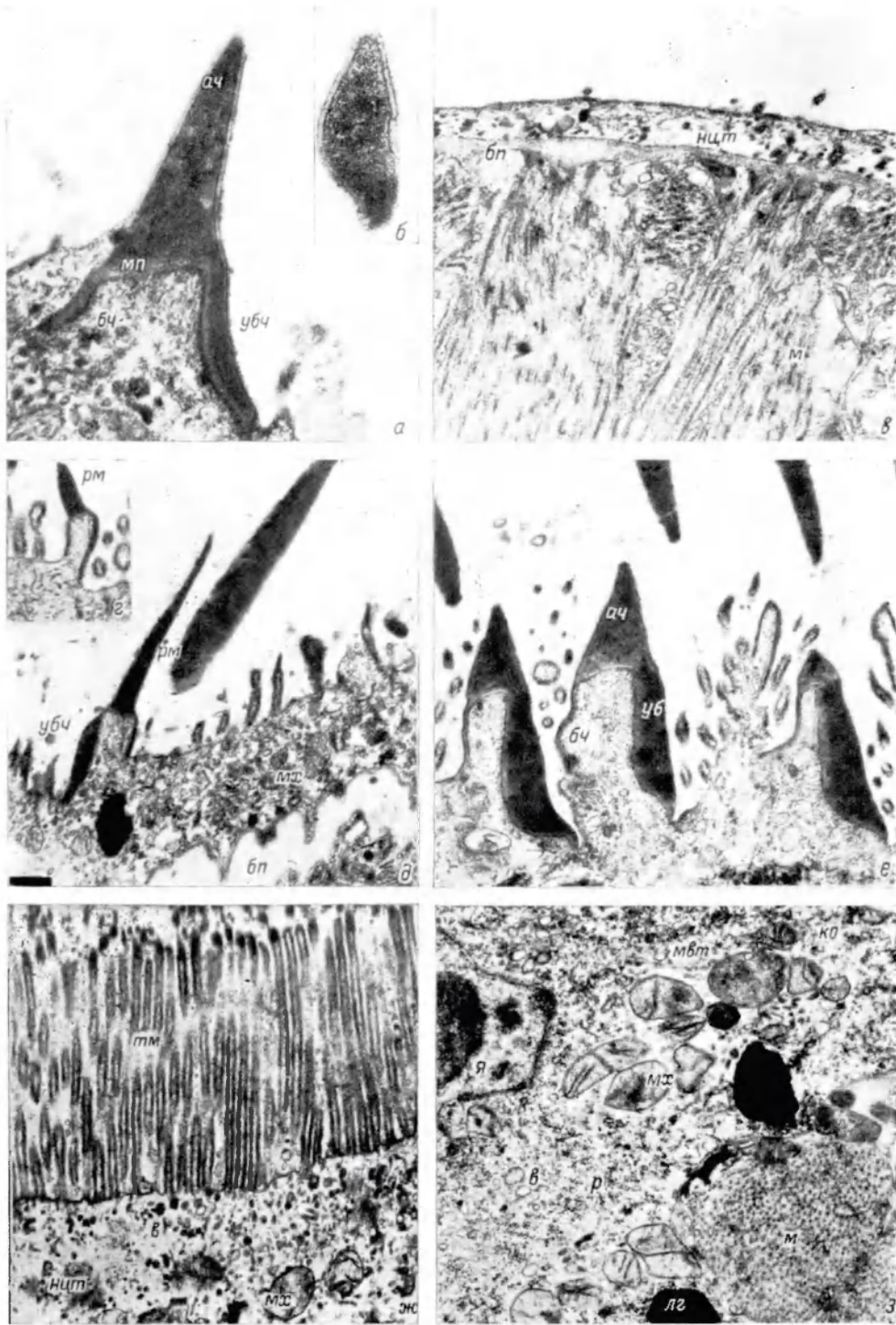


Рис. 2. Ультраструктура покровов *A. dujardini*.

a — продольный срез укрепленной конусовидной микротрихии сколекса (55 000*); *b* — поперечный срез апикальной части укрепленной микротрихии сколекса (58 100*); *в* — радиальные и кольцевые мышцы ботридиальной ямки сколекса (36 000*); *г-д* — образование укрепленных микротрихий на шейке (20 000*, 16 000*); *e* — строение микротрихий шей (28 000*); *ж* — микротрихии и наружная цитоплазма тегумента стробилы (16 000*); *з* — комплекс органоидов в тегументальной клетке стробилы (14 940*).

везикулярное тельце, *мт* — многослойная пластинка, *мх* — митохондрии, *нт* — наружная поверхность ботридий, *нцт* — наружная цитоплазма тегумента, *п* — перегородка между ботридияльными явками, *пр* — присоска, *р* — рибосомы, *рм* — растущие микротрихий, *тм* — трубчатые микротрихий, *тп* — темная пластинка, *убч* — укрепление базальной части конусовидных микротрихий, *я* — ядро.